

УДК 591.9:595.775 (479)

БЛОХИ (SIPHONAPTERA) МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ НА БОЛЬШОМ КАВКАЗЕ

© Б. К. Котти

Северо-Кавказский федеральный университет
ул. Пушкина, 1, Ставрополь, 355009
E-mail: boris_kotti@mail.ru
Поступила 17.11.2014

Большой Кавказ представляет собой горную систему, общая площадь которой составляет треть от всей территории Кавказа. В этом своеобразном регионе отмечена большая и разнообразная фауна блох, представленная 116 видами 38 родов из 7 семейств. Фауна блох Большого Кавказа составляет свыше 70 % от общего числа видов и более 90 % от общего числа родов, обнаруженных на Кавказе. В частности, из 41 рода блох фауны Кавказа здесь отсутствуют только 3 (роды *Caenopsylla*, *Phaenopsylla* и *Araeopsylla*), обитающих на юге Закавказья. В фауне Большого Кавказа выявлено 11 эндемичных видов.

Хозяевами для большинства видов блох фауны Большого Кавказа служат 80 видов млекопитающих. 21 вид блох паразитирует на птицах. 18 видов блох приурочены к лесному высотному поясу, другие виды — к остепненным предгорьям и среднегорьям. Распределение видов блох по высотным поясам обусловливается распространением специфичных хозяев и особенностями абиотических условий.

Ключевые слова: блохи, млекопитающие, птицы, специфичность, распространение, фауна, Кавказ.

Ранее нами были проанализированы особенности видового разнообразия и паразито-хозяйственных связей блох Кавказа, а также были установлены основные пути проникновения на эту территорию отдельных групп блох (Медведев, Котти, 2011, 2012). В настоящем сообщении обобщены результаты многолетних исследований фауны блох Большого Кавказа.

Горная система Большого Кавказа вытянута в субширотном направлении почти на 1100 км. Эта протяженная горная система разделена на 3 основные части. К Западному Кавказу относят территорию к западу от Эльбруса, к Центральному — хребты, расположенные между Эльбрусом и Казбеком, к Восточному — территорию к востоку от Казбека.

Основным типом растительности в предгорьях на высоте до 1000 м над ур. м. являются луговидные степи. Для среднегорий на высоте от 1000 до 2000 м характерны широколиственные и хвойные леса, а для высокогорий на высоте свыше 2000 м — субальпийские и альпийские луга. На терри-

тории Большого Кавказа создались благоприятные условия для существования богатой фауны блох. Обширные безлесные территории населены разнообразными млекопитающими и птицами, роющими норы и устраивающими в них гнезда или использующими норы других теплокровных. Некоторые из животных — обитателей лугов и степей строят гнезда на поверхности земли. Лесные биотопы дают возможность обитания в них животных, гнезда которых помещаются в дуплах или среди ветвей. Особые условия обитания для зверей, птиц и их эктопаразитов создают скальные участки и осыпи.

Различные условия обитания млекопитающих и птиц обуславливают и значительное разнообразие видового состава блох. В связи с этим исследования фауны Большого Кавказа представляют большой интерес с точки зрения зоогеографического анализа. Исследования блох этой территории имеет, кроме того, важное медицинское значение, так как здесь находятся Восточно-Кавказский и Центральнo-Кавказский высокогорные природные очаги чумы, а также Кобыстанский автономный участок Закавказского равнинно-предгорного очага чумы (Онищенко, Кутырев, 2004).

Изучение блох Большого Кавказа имеет более чем столетнюю историю. Первая публикация об этом содержит описание нового вида эктопаразитов летучих мышей — блохи *Ischnopsyllus dolosus* (Dampf, 1912). Фауну Большого Кавказа изучали многие исследователи, среди которых следует отметить А. И. Аргиропуло, А. И. Гончарова, Н. Ф. Дарскую, А. И. Девкина, И. Г. Иоффа, Э. В. Исаеву, Н. Ф. Лабунец, М. Н. Мирзоеву, В. И. Нефедова, Б. А. Ростигаева, Р. Ф. Савенко, Ф. Смит (F. Smit), Е. Ф. Соснину, Н. Г. Сырвачеву, А. Н. Талыбова, И. Н. Разумову, Я. Ф. Шатас и др. Важным итогом многолетней работы явилась публикация «Определителя блох Кавказа» (Тифлов и др., 1977).

Природные очаги чумы на территории Большого Кавказа были обнаружены в 1971 и 1977 гг. (Онищенко, Кутырев, 2004). Это обстоятельство стимулировало дальнейшие исследования фауны блох региона. На этом этапе в исследованиях приняли участие Л. И. Белявцева, А. И. Гончаров, Н. П. Губарева, Э. В. Исаева, К. П. Кадацкая, Ю. Е. Комаров, Т. И. Казакова, П. Н. Коржов, Б. К. Котти, Н. Ф. Лабунец, А. Н. Талыбов, Ш. Г. Цихистави, З. Г. Шевченко и др. Материалы, касающиеся фауны блох отдельных районов Большого Кавказа, были обобщены в монографии «Видовое разнообразие блох (Siphonaptera) Кавказа» (Котти, 2014).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу настоящей работы положены материалы, собранные автором в период с 1978 по 2014 г. в различных районах Большого Кавказа. Исследования проводились в 20 пунктах сборов, расположенных на высоте от 300 до 2700 м над ур. м. В общей сложности была определена видовая принадлежность около 100 тыс. экз. блох, собранных с 23 тыс. зверьков, а также обнаруженных в результате обследования 410 гнезд зверей и птиц.

С 1978 по 1981 г. совместно со специалистами Дагестанской противочумной станции были изучены популяции обыкновенной и водяной полевок, серого хомячка и других мелких млекопитающих. Работы прово-

дились в субальпийском и альпийском высотных поясах на высоте 2300—2700 м над ур. м. Места сбора находились севернее Самурского хребта в окрестностях горы Кокмадаг, на территории Кулинского и Агульского районов Дагестана. Кроме того, отдельные сборы блох и их хозяев были выполнены в среднегорьях — в долине р. Самур (Ахтынский и Рутульский районы) и в предгорьях — на северном склоне Гимринского хребта (Буйнакский р-н).

С 1976 по 2014 г. в летний сезон были также проведены экспедиционные выезды в западную и центральную части Большого Кавказа. Здесь сборы блох с мелких млекопитающих и из их гнезд осуществлялись в верховья рек Малки, Кубани, Теберды, Малого и Большого Зеленчука, Большой Лабы и Белой. Кроме того, были обработаны сборы блох, выполненные ранее С. А. Ашибоковой, Н. Б. Бируля, Г. Я. Бобырем, А. А. Гусевой, Н. Ф. Дарской, А. И. Девкиным, А. Н. Добролюбовым, П. Ф. Емельяновым, Л. И. Залуцкой, Е. П. Куджевой, Н. Ф. Лабунец, А. Н. Романом, М. А. Тарасовым, М. П. Тарасовым, К. В. Хариным и К. Ю. Шкарлетом.

Ряд сведений о фауне блох Большого Кавказа был получен при работе с коллекционными фондами и архивными материалами Ставропольского научно-исследовательского противочумного института, Зоологического института РАН (ЗИН РАН), Грузинской, Азербайджанской, Дагестанской и Причерноморской противочумных станций.

По степени специфичности паразитов в выборе хозяев ниже выделяют блох, паразитирующих на хозяевах одного вида (моноксенные, или ультраспецифичные паразиты) и нескольких видах из одного рода (олигоксенные паразиты). Кроме того, среди видов блох представлены плеюксенные паразиты, имеющие основных хозяев из нескольких родов одного семейства, а также поликсенные паразиты, хозяева которых принадлежат к разным семействам, отрядам или даже классам (Балашов, 2000).

Ниже названия птиц приведены по Степаняну (2003), млекопитающих — по Павлинову и Лисовскому (2012). Сведения о населении птиц и млекопитающих Большого Кавказа изложены на основании материалов ряда публикаций (Исаков и др., 1966; Темботов, 1972; Беме и др., 1987; Темботов, Казаков, 1982; Соколов, Темботов, 1989).

Распространение 6 видов блох (*Xenopsylla cheopis*, *Ctenocephalides felis*, *C. canis*, *Tarsopsylla octodecimdentata*, *Nosopsyllus fasciatus* и *Leptopsylla segnis*) обусловлено деятельностью человека. Для классификации ареалов прочих 110 видов блох применена номенклатура, предложенная Крыжановским (2002) и использованная нами ранее (Котти, 2005). Виды блох объединены в группы и комплексы по величине, характеру очертаний и разрывов, географической приуроченности ареалов.

СПЕЦИФИЧНОСТЬ СВЯЗЕЙ БЛОХ С ХОЗЕВАМИ

В табл. 1 представлен список блох, обнаруженных на Большом Кавказе, с указанием основных хозяев. Большой Кавказ составляет всего лишь третью часть площади всего Кавказа. Однако отряд блох представлен 116 видами. Это составляет свыше 70 % от общего числа видов, известных на Кавказе.

Таблица 1

Распределение видов блох фауны Большого Кавказа по хозяевам

Table 1. Distribution of the Great Caucasus flea species by the hosts

Виды блох	Хозяева
Сем. PULICIDAE Billberg, 1820	
<i>Pulex irritans</i> L., 1758	Волк, обыкновенная лисица
<i>Echidnophaga popovi</i> Ioff et Argyropulo, 1934	Барсук, обыкновенная лисица
<i>Archaeopsylla erinacei</i> (Bouche, 1835)	Южный еж
<i>Ctenocephalides felis</i> (Bouche, 1835)	Домашняя кошка
<i>C. canis</i> (Curtis, 1826)	Домашняя собака
<i>Xenopsylla cheopis</i> (Rothschild, 1903)	Серая крыса
<i>X. conformis</i> (Wagner, 1903)	Краснохвостая песчанка
Сем. VERMIPSYLLIDAE Wagner, 1889	
<i>Chaetopsylla hyaenae</i> (Kolenati, 1846)	Бурый медведь
<i>C. homoea</i> Rothschild, 1906	Ласка, горностай
<i>C. trichosa</i> Kohaut, 1903	Барсук, обыкновенная лисица
<i>C. globiceps</i> (Taschenberg, 1880)	Обыкновенная лисица, барсук
<i>C. korobkovae</i> Tiflov et Kolpakova, 1937	Обыкновенная лисица
<i>C. caucasica</i> Smit, 1953	Лесная и каменная куницы
<i>C. rothschildi</i> Kohaut, 1903	То же
<i>C. mirabilis</i> Ioff et Argyropulo, 1934	» »
Сем. COPTOPSYLLIDAE Wagner, 1928	
<i>Coptopsylla caucasica</i> Isayeva-Gurvich, 1950	Краснохвостая песчанка
Сем. CERATOPHYLLIDAE Dampf, 1908	
<i>Tarsopsylla octodecimdentata</i> (Kolenati, 1863)	Обыкновенная белка
<i>Myoxopsylla jordani</i> Ioff et Argyropulo, 1934	Лесная соня, полчок
<i>Paraceras melis</i> (Walker, 1856)	Барсук
<i>Oropsylla idahoensis</i> (Baker, 1904)	Горный суслик
<i>Nosopsyllus laeviceps</i> Wagner, 1909	Краснохвостая песчанка
<i>N. mokrzeckvi</i> (Wagner, 1916)	Лесные и домовые мыши
<i>N. consimilis</i> (Wagner, 1898)	Обыкновенная, кустарниковая, общественная полевки
<i>N. fasciatus</i> (Bosc, 1800)	Серая крыса
<i>Citellophilus tesquorum</i> (Wagner, 1898)	Горный суслик
<i>Callopsylla caspia</i> (Ioff et Argyropulo, 1934)	Обыкновенная и гудаурская полевки
<i>C. saxatilis</i> (Ioff et Argyropulo, 1934)	Гудаурская полевка
<i>C. kazbegiensis</i> Goncharov, 1980	» »
<i>C. waterstoni</i> (Jordan, 1925)	Городская, скальная ласточки
<i>C. gemina</i> (Ioff, 1946)	Сизый голубь, клушица
<i>C. gypaetina</i> Peus, 1978	Бородач
<i>Amalaraeus dissimilis</i> (Jordan, 1938)	Обыкновенная полевка
<i>A. arvicolae</i> (Ioff, 1948)	Водяная полевка
<i>A. improvisus</i> (Ioff, 1946)	Обыкновенная, кустарниковая, гудаурская полевки, полевка Роберта
<i>Megabothris walkeri</i> (Rothschild, 1902)	Водяная полевка
<i>M. turbidus</i> (Rothschild, 1909)	Кустарниковая, обыкновенная, водяная полевки, хомяк Радде
<i>Ceratophyllus borealis</i> Rothschild, 1907	Птицы-кампофилы

Таблица 1 (продолжение)

Виды блох	Хозяева
<i>C. spinosus</i> Wagner, 1903	Домовый сыч, степная пустельга
<i>C. frigoris</i> Darskaya, 1950	Птицы-склерофилы
<i>C. garei</i> Rothschild, 1902	Птицы-кампофилы
<i>C. styx</i> Rothschild, 1900	Береговая ласточка
<i>C. farreni</i> Rothschild, 1905	Городская, скальная ласточки
<i>C. rusticus</i> Wagner, 1903	То же
<i>C. caliotus</i> Jordan, 1937	» »
<i>C. hirundinis</i> (Curtis, 1826)	» »
<i>C. enefdeae</i> Ioff, 1950	Птицы-склерофилы
<i>C. gallinae</i> (Schränk, 1803)	Птицы-дендрофилы
<i>C. fringillae</i> (Walker, 1856)	»
<i>C. vagabundus</i> (Boheman, 1866)	Птицы-склерофилы
<i>C. tribulis</i> Jordan, 1926	»
<i>C. pullatus</i> Jordan et Rothschild, 1920	Птицы-дендрофилы
<i>C. sciurorum</i> (Schränk, 1803)	Обыкновенная и персидская белки, лесная соя и полчок
<i>Dasyptysyllus gallinulae</i> (Dale, 1878)	Воробьинообразные птицы
Сем. LEPTOPSYLLIDAE Rothschild, 1915	
<i>Ophthalmopsylla volgensis</i> (Wagner et Ioff, 1926)	Малый и малоазийский тушканчики
<i>Frontopsylla semura</i> Wagner et Ioff, 1926	Горный суслик
<i>F. caucasica</i> Ioff et Argyropulo, 1934	Обыкновенная и кустарниковая полевки
<i>F. frontalis</i> Rothschild, 1909	Каменки
<i>F. laeta</i> Jordan et Rothschild, 1920	Городская, скальная ласточки
<i>Paradoxopsyllus hesperius</i> Ioff, 1946	Гудаурская полевка
<i>P. gussevi</i> Mirzoyeva, 1954	Краснохвостая песчанка, водяная полевка, серый хомячок
<i>Amphipsylla rossica</i> Wagner, 1912	Кустарниковая, обыкновенная, водяная полевки, хомяк Радде
<i>A. kuznetzovi</i> Wagner, 1912	Гудаурская полевка
<i>A. schelkovnikovi</i> Wagner, 1909	Серый хомячок
<i>A. georgica</i> Savenko, 1949	Лесные мыши, серый хомячок
<i>Mesopsylla apscheronica</i> Wagner et Argyropulo, 1911	Малый и малоазийский тушканчики
<i>Peromyscopsylla bidentata</i> (Kolenati, 1863)	Обыкновенная, кустарниковая, гудаурская полевки
<i>Leptopsylla taschenbergi</i> (Wagner, 1898)	Лесные, полевые и домовые мыши
<i>L. algira</i> Jordan et Rothschild, 1911	Землеройки-белозубки
<i>L. nana</i> Argyropulo, 1946	Водяная и гудаурская полевки
<i>L. segnis</i> (Schöncherr, 1811)	Домовая мышь
<i>L. sexdentata</i> (Wagner, 1930)	Землеройки-белозубки
Сем. ISCHNOPSYLLIDAE Tiraboschi, 1904	
<i>Ischnopsyllus obscurus</i> (Wagner, 1898)	Двухцветный кожанок
<i>I. elongatus</i> (Curtis, 1832)	Малый подковонос
<i>I. intermedius</i> (Rothschild, 1898)	Поздний кожан
<i>I. octactenus</i> (Kolenati, 1856)	Нетопырь-карлик
<i>I. variabilis</i> (Wagner, 1898)	Нетопырь Натузиуса
<i>I. dolosus</i> Dampf, 1912	Ночницы

Таблица 1 (продолжение)

Виды блох	Хозяева
<i>Ischnopsyllus hexactenus</i> (Kolenati, 1856)	Бурый ушан
<i>Nycteridopsylla eusarca</i> Dampf, 1908	Нетопырь-карлик
<i>N. pentactena</i> (Kolenati, 1856)	Бурый ушан, европейская широкоушка
<i>N. dictena</i> (Kolenati, 1856)	Двухцветный кожанок
<i>Rhinolophopsylla unipectinata</i> (Taschenberg, 1880)	Большой подковонос
Сем. HYSTRICHOPSYLLIDAE Tiraboschi, 1904	
<i>Ctenophthalmus inornatus</i> Wagner, 1916	Прометеева полевка
<i>C. acuminatus</i> Ioff et Argyropulo, 1954	Хомяк Радде
<i>C. rettigi</i> Rothschild, 1908	» »
<i>C. proximus</i> (Wagner, 1903)	Лесные мыши
<i>C. kirschenblatti</i> Argyropulo, 1936	Кустарниковая полевка и полевка Роберта
<i>C. golovi</i> Ioff et Tiflov, 1930	Обыкновенная и кустарниковая полевки, горный суслик
<i>C. chionomydis</i> Ioff et Rostigayev, 1950	Гудаурская полевка
<i>C. bifurcus</i> Ioff, 1940	» »
<i>C. secundus</i> Wagner, 1916	Общественная полевка
<i>C. intermedius</i> Argyropulo, 1935	Обыкновенная и кустарниковая полевки
<i>C. parvus</i> Argyropulo, 1935	Кустарниковая полевка
<i>C. shovi</i> Rostigayev, 1948	Кустарниковая, обыкновенная полевки, полевка Роберта
<i>C. bogatschevi</i> Wagner et Argyropulo, 1934	Обыкновенная полевка
<i>C. wagneri</i> Tiflov, 1928	Обыкновенная и кустарниковая полевки
<i>C. schuriscus</i> Ioff, 1940	То же
<i>C. orientalis</i> (Wagner, 1898)	Обыкновенная и общественная полевки, горный суслик
<i>C. dagestanicus</i> Rostigayev, 1967	Обыкновенная полевка
<i>C. kazbek</i> Tiflov, 1953	Кустарниковая полевка
<i>Palaeopsylla gromovi</i> Argyropulo, 1934	Землеройки-бурозубки, кутора Шелковникова
<i>P. caucasica</i> Argyropulo, 1946	Малый и кавказский кроты
<i>P. alpestris</i> Argyropulo, 1946	То же
<i>P. osetica</i> Ioff, 1953	» »
<i>Doratopsylla dampfi</i> Argyropulo, 1935	Землеройки-бурозубки, кутора Шелковникова
<i>Rhadinopsylla ucrainica</i> Wagner et Argyropulo, 1934	Общественная полевка, краснохвостая песчанка
<i>R. li</i> Argyropulo, 1941	Горный суслик
<i>R. caucasica</i> Argyropulo, 1946	Обыкновенная и кустарниковая полевки
<i>Neopsylla pleskei</i> Ioff, 1928	Обыкновенная полевка
<i>N. setosa</i> (Wagner, 1898)	Горный суслик
<i>Paraneopsylla dampfi</i> Ioff, 1946	Гудаурская полевка
<i>Stenoponia tripectinata</i> (Tiraboschi, 1902)	Краснохвостая песчанка
<i>S. ivanovi</i> Ioff et Tiflov, 1934	Обыкновенная и кустарниковая полевки

Таблица 1 (продолжение)

Виды блох	Хозяева
<i>Hystrichopsylla talpae</i> Curtis, 1826	Кустарниковая и обыкновенная полевки, малый и кавказский кроты
<i>H. satunini</i> Wagner, 1916	То же
<i>Atyphloceras nuperum</i> (Jordan, 1931)	Кустарниковая полевка

На Большом Кавказе обитает более 100 видов млекопитающих (Шидловский, 1976; Темботов, Казаков, 1982; Соколов, Темботов, 1989), но только около 80 видов из них являются хозяевами блох. Блохи паразитируют на различных видах из отрядов насекомоядных, рукокрылых, хищных, парнокопытных и грызунов. Можно привести примеры паразитирования отдельных видов блох на представителях разных отрядов. Так, блохи *Hystrichopsylla talpae* и *H. satunini*, широко распространенные на Большом Кавказе, в поясе среднегорий являются паразитами кротов (Talpidae), а в высокогорьях — полевок (подсем. Arvicolinae).

Блохи насекомоядных

Насекомоядные фауны Большого Кавказа служат основными хозяевами для 10 видов блох. Здесь повсеместно как на малом (*Talpa levantis* Thomas), так и на кавказском (*T. caucasica* Satunin) кроте паразитирует представитель сем. Hystrichopsyllidae — блоха *Palaeopsylla alpestris*. Ареал другого паразита кротов — блохи *P. caucasica*, ограничен Западным Кавказом. Предположительно основным хозяином *P. osetica* также являются кроты. На южном еже (*Erinaceus romanicus*) в предгорьях Большого Кавказа паразитирует *Archaeopsylla erinacei* из сем. Pulicidae.

Блохи *Doratopsylla dampfi* и *Palaeopsylla gromovi* также распространены повсеместно на Большом Кавказе, где обитают их хозяева — 3 вида бурозубок рода *Sorex* L. и кутора Шелковникова (*Neomys teres* Miller). Белозубки рода *Crocidura* Wagler широко распространены на значительной части территории Большого Кавказа. Их паразиты — блохи *Leptopsylla algira* и *L. sexdentata* из сем. Leptopsyllidae, отмеченные только в восточной части региона.

Блохи рукокрылых

Сведения о паразито-хозяинных связях блох сем. Ischnopsyllidae, являющихся специфическими эктопаразитами рукокрылых, на Большом Кавказе остаются в значительной степени неполными. Блоха *Rhinolophopsylla unipectinata* обнаружена на большом подковоносе *Rhinolophus mehelyi* Matschie. Вероятно, этот вид паразитирует в регионе и на остальных видах подковоносов. Ночницы рода *Myotis* Kaup являются хозяевами блох *Ischnopsyllus intermedius* и *I. dolosus*. Паразитами бурого ушана (*Plecotus auritus* L.) являются блохи *Ischnopsyllus hexactenus* и *Nycteridopsylla pentacte-*

na. Последний вид принадлежит к блохам своеобразного рода, имаго которых паразитируют на летучих мышах исключительно в зимний период. Блохи *N. pentactena* также обнаружены на европейской широкоушке [*Barbastella barbastellus* (Schreber)] и на нетопыре-карлике [*Pipistrellus pipistrellus* (Schreber)]. На нетопыре-карлике также отмечены 2 других представителя рода *Nycteridopsylla* — блохи *N. eusarca* и *N. pentactena*.

Нетопырь Натужиуса [*Pipistrellus nathusii* (Keyserling et Blasius)] — основной прокормитель блохи *Ischnopsyllus variabilis*, а различные виды вечерниц рода *Nyctalus* Bowdich — основные хозяева блохи *I. elongatus*. На позднем кожане [*Eptesicus serotinus* (Schreber)] паразитирует блоха *I. intermedius*, а на двухцветном кожанке (*Vespertilio murinus* L.) — блохи *I. obscurus* и *Nycteridopsylla dictena*. Можно предположить, что перечисленные выше 12 видов сем. *Ischnopsyllidae* на Большом Кавказе распространены, как и их хозяева, повсеместно в предгорьях и среднегорьях (Лабунец, Дегтярева, 1985).

Блохи хищных

На Большом Кавказе представители отряда хищных являются основными хозяевами для блох 14 видов. *Pulex irritans* — блоха, поражающая зверей из семейств псовых (*Canidae*), куньих (*Mustelidae*) и кошачьих (*Felidae*). Паразитами волка (*Canis lupus* L.), обыкновенной лисицы [*Vulpes vulpes* (L.)] и барсука [*Meles meles* (L.)] являются 3 вида блох: *Chaetopsylla globiceps* и *C. trichosa* из сем. *Vermipsyllidae*, а также *Echidnophaga popovi* из сем. *Pulicidae*. Специфическим паразитом барсука является блоха *Paraceras melis*, также принадлежащая к сем. *Pulicidae*. На лесной [*Martes martes* (L.)] и каменной [*M. foina* (Erxleben)] куницах паразитируют блохи для *Chaetopsylla mirabilis*, *C. caucasica* и *C. rothschildi*. Другие виды блох рода *Chaetopsylla* — блоха *C. homoea*, отмечена на ласке (*Mustela nivalis* L.) и горностае (*M. erminea* L.), а блоха *C. hyaenae* — на буром медведе (*Ursus arctos* L.).

Блоха хищных *Ctenocephalides felis* на Большом Кавказе отмечается главным образом на домашней кошке (*Felis catus* L.), а другой вид этого рода — *C. canis* — на домашней собаке (*Canis familiaris* L.).

Большинство хищных и их паразитов распространены по всему Большому Кавказу. Исключение составляет один вид — блоха *Echidnophaga popovi*, распространение которой ограничено восточной частью Большого Кавказа. Здесь проходит западная граница ее ареала.

Блохи грызунов

Грызуны, самый богатый видами отряд млекопитающих, на Большом Кавказе служат основными хозяевами для 56 видов блох, что составляет более половины всех видов блох местной фауны, являющихся паразитами млекопитающих. Многие из этих блох обитают на широком круге хозяев, включающем представителей разных семейств, но относящихся к одной экологической группе грызунов. Такие хомяковые, как общественная по-

левка [*Microtus socialis* (Pallas)], и мышинные, как краснохвостая песчанка (*Meriones erythraeus* Gray), населяют общие биотопы ксерофитного типа. Общим паразитом общественной полевки и краснохвостой песчанки является блоха *Rhadinopsylla ucrainica*. Для таких степных хомяковых, как полевки и собственно хомяки, а также горного суслика (*Spermophilus musicus* Menetries) из семейства беличьих общими являются блохи *Ctenophthalmus orientalis* и *C. golovi*. Блоха *Ceratophyllus sciurorum* паразитирует на персидской (*Sciurus anomalus* Gmelin) и обыкновенной (*S. vulgaris* L.) белках, а также на соне (Myoxidae), ведущей тоже древесный образ жизни.

Представители семейства беличьих служат основными хозяевами для 9 видов блох. В частности, на горном суслике повсеместно в Приэльбрусье паразитируют такие виды блох, как *Oropsylla idahoensis*, *Citellophilus tesquorum*, *Frontopsylla semura* и *C. golovi*. Блоха *Rhadinopsylla li* обнаружена на горном суслике только в высокогорном поясе. Блохи *Neopsylla setosa* и *Ctenophthalmus orientalis* отмечены только в восточной части ареала горного суслика. Блоха *Tarsopsylla octodecimdentata* была завезена на Кавказ в первой половине прошлого столетия в связи с интродукцией обыкновенной белки с Алтая.

Из числа редко встречающихся видов блох следует отметить паразита лесной сони и сони-полчка (Gliridae) — блоху *Myoxopsylla jordani*.

Среди пятипалых тушканчиков (Allactagidae) следует отметить малого [*Allactaga elater* (Lichtenstein)] и малоазийского (*A. euphratica* Thomas) тушканчиков, служащих основными хозяевами на Большом Кавказе для блох *Ophthalmopsylla volgensis* и *Mesopsylla apscheronica* из сем. Leptopsyllidae.

Различные виды хомяковых (Cricetidae) отмечены в качестве хозяев для блох более 40 видов. Некоторые представители подсемейств Cricetinae и Arvicolinae являются хозяевами одних и тех же видов блох. Так, например, в высокогорье Восточного Кавказа в смешанных поселениях обыкновенной [*Microtus arvalis* (Pallas)] и водяной (*Arvicola terrestris* L.) полевок, а также хомяка Радде [*Mesocricetus raddei* (Nehring)] и серого хомячка [*Cricetulus migratorius* (Pallas)] обитают такие блохи, как *Callopsylla caspia*, *Megabothris turbidus*, *Frontopsylla caucasica*, *Ctenophthalmus golovi* и *C. intermedius*. Данные паразито-хозяинные сообщества служат основой для передачи возбудителей чумы между различными видами грызунов и блох на территории Восточно-Кавказского высокогорного природного очага чумы.

Примеры ультраспецифичных видов блох можно указать среди паразитов хомячьих (подсем. Cricetinae). Только на сером хомячке паразитирует блоха *Amphipsylla schelkovnikovi*, на хомяке Радде — блохи *Ctenophthalmus rettigi* и *C. acuminatus*.

Полевки являются хозяевами различных видов блох. Например, основным хозяином блохи *C. schuriscus* являются обыкновенная и кустарниковая полевки, а блохи *C. shovi* — эти же виды, а также еще и гудаурская полевка. К этим же видам полевок, а также к полевке Роберта, приурочена блоха *Amalaraeus improvisus*. В западной и центральной частях Большого Кавказа характерным паразитом водяной полевки является блоха *Amalaraeus arvicolae*, а в центральной и восточной частях — блоха *Megabothris*

walkeri. Прометеева полевка (*Prometheomys schaposchnikovi* Satunin) отмечена в качестве основного хозяина для паразита *Ctenophthalmus inornatus* на Западном и Центральном Кавказе.

На территории Большого Кавказа обитают несколько видов подземных полевок рода *Terricola* Fatio. Кустарниковую *T. majori* Thomas и дагестанскую *T. daghestanicus* Shidlovsky полевок можно отличить только на основании кариотипических признаков (Ахвердян и др., 1992). Ввиду этого характеристика особенностей паразитофауны блох этих 2 видов полевок в настоящее время затруднена.

В целом на территории Большого Кавказа подземные полевки служат хозяевами для следующих 15 видов блох из 3 семейств: *Amalaraeus improvisus*, *Megabothris turbidus* и *Nosopsyllus consimilis* из сем. Ceratophyllidae; *Amphipsylla rossica* и *Frontopsylla caucasica* из сем. Leptopsyllidae; *Ctenophthalmus parvus*, *C. schuriscus*, *C. wagneri*, *C. dagestanicus*, *C. kirschenblatti*, *C. golovi*, *Rhadinopsylla caucasica*, *Stenoponia ivanovi* и *Hystrihopsylla satunini* из сем. Hystrihopsyllidae. Однако из перечисленных видов только *Ctenophthalmus parvus* и *C. dagestanicus* являются специфичными паразитами подземных полевок рода *Terricola*. Широкий же круг прочих видов — неспецифических паразитов обусловлен широким распространением подземных полевок на территории Большого Кавказа.

Следует обратить внимание на то, что в западной части Большого Кавказа кустарниковая полевка, обитающая в лесистых предгорьях северных склонов, служит основным хозяином только для 3 из перечисленных выше видов. В высокогорном поясе Западного Кавказа на кустарниковой полевке паразитирует уже 7 видов блох (Белявцева, Текнеджан, 1983; Котти, Котова, 2014).

Обыкновенная полевка [*Microtus arvalis* (Pallas)] — широко распространенный степной и луговой грызун. На Большом Кавказе этот вид — основной хозяин для блох 18 видов, среди которых нельзя указать ни одного монокозенного паразита. Повсеместно (кроме высокогорий) на обыкновенной полевке паразитирует только один вид — блоха *Nosopsyllus consimilis*.

Гудаурская (*Chionomys gud* Satunin) полевка и полевка Роберта (*C. roberti* Thomas) на Большом Кавказе являются основными хозяевами для блох *Callopsylla saxatilis*, *Amphipsylla kuznetzovi*, *Paradoxopsyllus hesperius*, *Ctenophthalmus chionomydis*, *C. bifurcus* и *Paraneopsylla dampfi*.

В фауне Большого Кавказа представлено 6 видов мышиных (Muridae). Из 15 видов блох, отмеченных на мышиных, 3 вида приурочены к мышам родов *Sylvaemus* Ognev и *Apodemus* Kaup. Блохи *Leptopsylla taschenbergi* и *Nosopsyllus mokrzecky* паразитируют также и на домовых мышях (*Mus musculus* L.). Домовая мышь также является основным хозяином такого монокозенного паразита, как блоха *Leptopsylla segnis*. Фауна же блох серой крысы [*Rattus norvegicus* (Berkenhout)] на Большом Кавказе представлена 2 видами из различных семейств. Это, в частности, такие виды, как *Nosopsyllus fasciatus* и *Xenopsylla cheopis*.

Подсемейство песчанковых (Gerbillinae) на Большом Кавказе представлено только краснохвостой песчанкой, которая населяет его юго-восточные предгорья. Здесь на краснохвостой песчанке отмечены блохи из 4 семейств — *Xenopsylla conformis* из сем. Pulicidae, *Nosopsyllus laeviceps* из

сем. Ceratophyllidae, *Stenoponia tripectinata* из сем. Hystrichopsyllidae и *Coptopsylla caucasica* из сем. Coptopsyllidae (Кадацкая, 1969).

Таким образом, из 95 видов блох млекопитающих фауны Большого Кавказа около половины составляют моноксенные паразиты. Значительная часть (31 %) видов блох специфичны для видов из одного или нескольких семейства хозяев. Значительно меньше (17 %) видов блох, которые являются олигоксенными паразитами.

Блохи птиц

На Большом Кавказе и прилежащих к нему территориях гнездится 270 видов птиц (Хохлов, Ильюх, 1998; Белик и др., 2003, 2013). 21 вид из 4 родов блох паразитирует на различных видах птиц из отрядов гусеобразных (Anseriformes), соколиных (Falconiformes), голубеобразных (Columbiformes), совообразных (Strigiformes) и воробьинообразных (Passeriformes).

Некоторые виды блох приурочены к птицам, принадлежащим к разным отрядам, но заселяющих сходные места обитаний. Например, на таких птицах, устраивающих гнезда в постройках человека, как степная пустельга (*Falco naumanni* Fleischer) из соколиных и домовый сыч [*Athene noctua* (Scopoli)] из совообразных, паразитирует блоха *Ceratophyllus spinosus*. На сизом голубе (*Columba livia* Gmelin) из голубеобразных и клушице [*Pyrhacorax pyrrhacorax* (L.)] из воробьинообразных отмечена блоха *Callopsylla gemina*. Блоха *Frontopsylla frontalis* — паразит каменки-плясуньи [*Oenanthe isabellina* (Temminck)] из воробьинообразных, отмечена также и на улапе [*Tetraogallus caucasicus* (Pallas)] из курообразных (отряда Galliformes).

Среди соколообразных только 1 вид является хозяином моноксенного вида блох. В частности, блоха *Callopsylla gypaetina* паразитирует на бородаче [*Gypaetus barbatus* (L.)], который устраивает свои гнезда в нишах скал.

Воробьинообразные составляют подавляющее большинство видов авифауны Большого Кавказа. На них паразитируют блохи 16 видов, из которых 7 являются обитателями хорошо защищенных многолетних гнезд ласточек (Hirundinidae). При этом только блоха *Ceratophyllus styx* является моноксенным паразитом береговушки [*Riparia riparia* (L.)]. Такие виды блох, как *Callopsylla waterstoni*, *Ceratophyllus farreni*, *C. rusticus*, *C. caliotus*, *C. hirundinis* и *Frontopsylla laeta* паразитируют на воронке (*Delichon urbica* L.) и скальной ласточке [*Ptyonoprogne rupestris* (Scopoli)]. Оба этих вида ласточек строят лепные гнезда.

Блохи также отмечались на 41 виде птиц, которые принадлежат к следующим 13 семействам из отряда воробьинообразных: жаворонковым (Alaudidae), трясогузковым (Motacillidae), скворцовым (Sturnidae), врановым (Corvidae), крапивниковым (Trogloditidae), завирушковым (Prunellidae), славковым (Sylviidae), мухоловковым (Muscicapidae), синицевым (Paridae), поползневым (Sittidae), воробьиным (Passeridae), вьюрковым (Fringillidae) и овсянковым (Emberizidae). Однако предпочтения определенных видов блох хозяев только одного из перечисленных семейств птиц

не отмечается. Птицы из этих семейств строят обычно временные гнезда и используют только для одной откладки яиц. Например, птицы — хозяева блохи *Dasypsyllus gallinulae* строят самые разные гнезда, приуроченные к таким увлажненным биотопам, как леса или берега рек.

Хозяева блох *Ceratophyllus gallinae* и *C. pullatus* имеют гнезда в дуплах или других закрытых местах. Это, например, такие птицы, как большая синица (*Parus major* L.), московка (*P. ater* L.). Такие лесные виды, как пеночка-теньковка [*Phylloscopus collybita* (Vieillot)], зяблик [*Fringilla coelebs* L.] и крапивник [*Troglodytes troglodytes* (L.)] строят гнезда со стенками из травы. Эти виды птиц служат хозяевами для таких видов как *Ceratophyllus gallinae* и *C. pullatus*.

Блохи *Ceratophyllus tribulis* и *C. fringillae* паразитируют на птицах, гнездящихся в норах и постройках человека, а также строящих гнезда из веток. Среди их хозяев следует отметить полевого [*Passer montanus* (L.)] и домового [*P. domesticus* (L.)] воробьев, а также скворца (*Sturnus vulgaris* L.), галку (*Corvus monedula* L.) и сороку [*Pica pica* (L.)]. Еще одну группу паразитов составляют блохи птиц, устраивающих гнезда на земле, в трещинах скал и среди камней. В частности, блохи *Ceratophyllus enefdeae*, *C. vagabundus*, *C. garei*, *C. frigoris* и *C. borealis* паразитируют на горихвостке-чернушке [*Phoenicurus ochruros* (S. G. Gmelin)], горной (*Motacilla cinerea* Tunstall) и белой (*Motacilla alba* L.) трясогузках.

Таким образом, для паразито-хозяйственных связей блох и птиц важна длительность использования гнезда хозяином и его расположение (Дарская, 1964; Jurik, 1974). Последние определяет температуру и влажность внутри гнезда, что является важным для таких паразитов, как блохи, ведущие гнездово-норовый образ жизни.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ БЛОХ НА ТЕРРИТОРИИ БОЛЬШОГО КАВКАЗА

Из представителей 41 рода блох, известных с территории Кавказа, только виды родов *Caenopsylla*, *Phaenopsylla* и *Araeopsylla*, обитая на юге Закавказья, отсутствуют на Большом Кавказе.

На Большом Кавказе выявлено 11 эндемичных видов блох, что составляет 10 % от общего числа в фауне Большого Кавказа. Ареалы *Ctenophthalmus parvus* и *C. kirschenblatti* ограничены западной частью Большого Кавказа. Ареалы *Chaetopsylla caucasica* и *Amalaraeus improvisus* ограничены его западной и центральной частями. *Ctenophthalmus bifurcus* и *C. kazbek* отмечены в центральной части, а *Callopsylla kazbegiensis*, *Paradoxopsyllus gussevi*, *Amphipsylla georgica*, *Ctenophthalmus intermedius* и *C. dagestanicus* — в восточной части Большого Кавказа. Все эти виды, за исключением блохи хищных *Chaetopsylla caucasica*, являются паразитами грызунов, обитающих в неглубоких норах с определенными гидротермическими условиями.

Блохи 66 видов на Большом Кавказе распространены по всей его территории. Из данных таблицы 2 следует, что по числу видов фауна блох, представленная на территории Центрального и Восточного Кавказа, богаче фауны Западного Кавказа.

Таблица 2

Распространение блох по территории Большого Кавказа

Table 2. Distribution of fleas in the territory of the Great Caucasus

Семейства блох	Число видов блох				
	Западный Кавказ	Центральный Кавказ	Восточный Кавказ	Весь Большой Кавказ	Всего
Pulicidae	4	4	7	4	7
Vermipsyllidae	7 (1)*	7 (1)	4	4	8 (1)
Coptopsyllidae	0	0	1	0	1
Ceratophyllidae	29 (1)	33 (1)	32 (1)	26	37 (2)
Leptopsyllidae	8	12	17 (2)	8	18 (2)
Ischnopsyllidae	1	11	11	11	11
Hystrichopsyllidae	18 (2)	25 (2)	22 (2)	13	34 (6)
Итого	77 (4)	92 (4)	94 (5)	66	116 (11)

Примечание. * — в скобках приведено число эндемичных видов.

От предгорий до субальпийского высотного пояса распространен ряд видов блох, паразитов птиц и хищных млекопитающих. Кроме того, широко по высотным поясам распространены такие паразиты мелких млекопитающих, как *Megabothris turbidus*, *Amphipsylla rossica*, *Leptopsylla taschenbergi*, *Ctenophthalmus proximus*, *C. golovi*, *C. wagneri*, *Palaeopsylla gromovi*, *Hystrichopsylla talpae* и *H. satunini*.

Преимущественно к субальпийскому поясу и альпийским лугам приурочены такие паразиты птиц и грызунов, как блохи *Callopsylla caspia*, *C. waterstoni*, *C. gemina*, *C. gypaetina*, *Ceratophyllus caliotae*, *C. rusticus*, *C. enefdae*, *Amalaraeus improvisus*, *A. dissimilis*, *Paradoxopsyllus hesperius*, *Frontopsylla caucasica*, *F. laeta*, *Amphipsylla kuznetzovi*, *Ctenophthalmus chionomydis*, *C. schuriscus*, *Rhadinopsylla caucasica*, *R. li* и *Paraneopsylla dampfi*.

Среди обитателей предгорий и среднегорий следует отметить блох летучих мышей, ряда видов грызунов и птиц. Это, в частности, блохи *Xenopsylla conformis*, *Coptopsylla caucasica*, *Myoxopsylla jordani*, *Ceratophyllus sciurorum*, *C. gallinae*, *C. fringillae*, *C. pullatus*, *C. tribulis*, *Tarsopsylla octodecimdentata*, *Nosopsyllus consimilis*, *N. laeviceps*, *Ctenophthalmus secundus*, *Radinopsylla ucrainica* и *Stenoponia tripectinata*. Эти виды отсутствуют в высокогорье. Однако некоторые виды их хозяев обитают в высокогорьях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди видов блох фауны Кавказа преобладают паразиты грызунов, в несколько раз по числу видов меньше блох — паразитов хищных, рукокрылых и насекомоядных. Только 1 вид блох паразитирует на парнокопытных.

Более половины видов блох широко распространены на территории Большого Кавказа. Среди хозяев видов блох с узкими региональными аре-

алами представлены как виды также с узкими ареалами, так и с широкими. Распределение видов блох по высотным поясам на Большом Кавказе имеет свои особенности. Можно указать одни примеры, когда одни и те же виды блох сменяют хозяев в зависимости от высотного пояса, можно указать другие, когда, напротив, изменяется видовой состав блох. В целом разнообразие условий и хозяев, наличие локальных преград, свойственных горным ландшафтам, способствует формированию на Большом Кавказе разнообразной фауны блох.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 11-04-00917-а и 14-04-01139).

Список литературы

- Ахвердян М. Р., Ляпунова Е. А., Воронцов Н. Н. 1992. Кариология и систематика кустарниковых полевок Кавказа и Закавказья (*Terricola*, *Arvicolinae*, *Rodentia*). Зоол. журн. 71 (3): 96—100.
- Балашов Ю. С. 2000. Термины и понятия, используемые при изучении популяций и сообществ эктопаразитов. Паразитология. 34 (5): 361—370.
- Белик В. П. 2013. Орнитогеографические связи и районирование Большого Кавказа. Стрелет. 11 (1): 5—88.
- Беме Р. Л., Жордания Р. Г., Кузнецов А. А. 1987. Птицы Грузии. Тбилиси, Сабчота Сакартвело. 125 с.
- Дарская Н. Ф. 1964. К сравнительной экологии птичьих блох рода *Ceratophyllus* Curt., 1832. В кн.: Беклемишев В. Н., Тифлов В. Е. Эктопаразиты. М.: Изд-во МГУ. 4: 31—180.
- Исаева Э. В. 1971. Обзор фауны блох (*Siphonaptera*) Азербайджана. Проблемы особо опасных инфекций. 1 (17): 177—195.
- Исаков Ю. А., Зимина Р. П., Панфилов Д. В. 1966. Животный мир. В кн.: Герасимов А. П. (ред.). Кавказ. М.: Наука. 256—304.
- Кадацкая К. П. 1969. Экология блох краснохвостой песчанки южных предгорий Большого Кавказа в связи с их ролью в эпизоотологии чумы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 20 с.
- Котти Б. К. 2005. К зоогеографии Кавказа. В кн.: Лиховид А. А., Рахилин В. К. (ред.). Современная биогеография. М.; Ставрополь: ИЕЕТ РАН, Изд-во СГУ. 216—223.
- Котти Б. К. 2014. Видовое разнообразие блох (*Siphonaptera*) Кавказа. Ставрополь: Изд-во Северо-Кавказского федерального ун-та. 132 с.
- Котти Б. К., Котова Е. Г. 2014. Фауна блох (*Siphonaptera*) млекопитающих между-речья Малой Лабы и Белой. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1: 35—37.
- Крыжановский О. Л. 2002. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: КМК. 237 с.
- Лабунец Н. Ф., Дегтярева Л. В. 1988. О блохах летучих мышей на Северном Кавказе. Паразитология. 19 (3): 177—180.
- Матюшкин Е. Н. 1972. Смешанность териофауны Уссурийского края: ее общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах Среднего Сихотэ-Алиня. В кн.: Россолимо О. Л., Долгов В. А. (ред.). Сб. тр. Зоол. музея МГУ. М.: МГУ. 13: 86—144.
- Медведев С. Г., Котти Б. К. 2011. Пути формирования фауны блох (*Siphonaptera*) Кавказа. Паразитология. 45 (6): 470—487.

- Медведев С. Г., Котти Б. К. 2012. Паразито-хозяйинные связи и пути формирования фауны блох (Siphonaptera) Кавказа. Энтомол. обозр. 91 (4): 714—734.
- Онищенко Г. Г., Кутырев В. В. 2004. Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. М.: Медицина. 192 с.
- Павлинов И. Я., Лисовский А. А. 2012. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: Товарищество научных изданий КМК. 604 с.
- Соколов В. Е., Темботов А. К. 1989. Млекопитающие Кавказа. Насекомоядные. М.: Наука. 547 с.
- Степанян Л. С. 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: Академкнига. 808 с.
- Темботов А. К. 1972. География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик: Эльбрус. 245 с.
- Темботов А. К., Казаков Б. А. 1982. Позвоночные широтных зон и высотных поясов Северного Кавказа. В кн.: Темботов А. К. (ред.). Ресурсы живой фауны. Ростов: Изд-во Ростов. ун-та. 2: 37—102.
- Тифлов В. Е., Скалон О. И., Ростигаев Б. А. 1977. Определитель блох Кавказа. Ставрополь: Ставропольское книжное изд-во. 278 с.
- Шидловский М. В. 1976. Определитель грызунов Закавказья. Тбилиси: Медниереба. 255 с.
- Dampf A. 1912. Eine neue Aphanipteren — Art (*Ischnopsyllus dolosus* sp. n.) aus dem Kaukasus. Revue Russe d'Entomologie. 12 : 41—59.
- Jurik M. 1974. Bionomics of fleas in bird's nests in the territory of Czechoslovakia. Acta Scientiarum Naturalium Brno. 8 (10) : 1—54.

FLEAS (SIPHONAPTERA) OF MAMMALS AND BIRDS IN THE GREAT CAUCASUS

B. K. Kotti

Key words: fleas, mammals, birds, host specificity, distribution.

SUMMARY

There are 116 species of fleas in the territory of the Great Caucasus. 21 species are parasites of birds, others are the fleas of mammals. Among 41 genera of Caucasus' fauna only *Caenopsylla*, *Phaenopsylla* and *Araeopsylla* are absent in the Great Caucasus. There are 11 endemic species. Fleas of 66 species are distributed along all mountain system. Parasites of some birds and carnivorous mammals, insectivores and rodents live from lowlands till highlands. Some species are living at the forest altitudinal belt, others prefer the foothills and the mid-height areas; they are absent at the highlands. Their hosts may live at all longitudinal belts; the distribution of other species is limited to lowlands in accordance with distribution of their main hosts.